Jb. nass. Ver. Naturkde. **121** S. 95–120 5 Abb. 3 Taf. 1 Tab. Wiesbaden 2000

Funde von mitteldevonischen Schnecken in der Hahnstättener Mulde und bei Villmar

DORIS HEIDELBERGER

Geologie, Paläontologie; Mitteldevon, Lahnmulde; Gastropoda; Hessen, Villmar, Hahnstätten, Hohlenfels

Kurzfassung: Aus einer Dissertation über mitteldevonische Schnecken werden auszugsweise diejenigen von Villmar, von Hahnstätten und von Hohlenfels in der Lahnmulde betrachtet. Es handelt sich um 72 (davon 26 neue) Gattungen mit 128 Arten, darunter 28 neue Arten. Lebensraum der Schnecken war in Villmar das nahe Vorriff, in Hahnstätten das Rückriff und die Lagune und in Hohlenfels die Lagune. Die Schneckengesellschaften des Riffs unterscheiden sich deutlich von denen der Lagune.

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung

Jeder, der schon einmal einen Strandurlaub verbracht hat, ist mit Meeresschnecken mehr oder weniger vertraut. Unter den angespülten Weichtieren befinden sich nämlich in wechselnder Quantität auch die Gehäuse der verschiedensten Schnecken. Da lassen sich konische, turmförmige und kugelige Vertreter in unterschiedlichsten Größen und mit diversen Farbmustern erkennen. Je nachdem, wie weit sie von der Strömung transportiert wurden, zeigen sie verschiedene Grade der Abrollung. Manchmal findet man nur kleine Bruchstücke, vollständig erhaltene Exemplare mit Spitze und Mundöffnung sind selten.

Schnecken besitzen eine charakteristische, meist spiralig aufgewundene Kalkschale und sehr spezialisierte Mundwerkzeuge, ihre sogenannte „Raspelzunge" oder „Radula", die TROSCHEL (1856) bereits als systematisches Merkmal benutz-

te. Die verschiedenen Typen werden z. B. anschaulich von RICHTER (1962) beschrieben und auf den jeweiligen Lebensraum bezogen. Es gibt im Meer Algenfresser, Tier- und Pflanzenkrusten abweidende Arten, manche fressen Schwämme oder Manteltiere, andere sind Filtrierer, Strudler, Parasiten oder Aasfresser und man findet sogar räuberische Arten. Schnecken besiedeln hauptsächlich ruhige, lichtdurchflutete Flachwasserbereiche in der Nähe von Küsten oder Riffen, darüber hinaus auch viele Lebensräume im Süßwasser und auf dem Land.

Rezente Schnecken sind insgesamt relativ gut erforscht. Ihre Systematik beruht zumeist auf Merkmalen ihrer Weichteile oder inneren Organe. Neue Erkenntnisse stellten jedoch in den letzten Jahrzehnten dieses System zumindest teilweise in Frage (HASZPRUNAR 1988, 1993; PONDER & LINDBERG 1997).

Die Beurteilung fossiler Schnecken ist dagegen wesentlich schwieriger, da bisher weder Weichteile noch Radulafunde bekannt geworden sind und sich aus dem Gehäuse nur sehr bedingt Rückschlüsse auf ihre Verwandtschaft ziehen lassen.

Bis in das Tertiär sind die Ähnlichkeiten zwischen rezenten und fossilen Schneckengehäusen noch so groß, dass man mit einiger Sicherheit auf enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen einzelnen Arten und Gruppen schließen kann und außerdem auch Rückschlüsse auf den Lebensraum möglich sind.

Je weiter man jedoch in der Entwicklungsgeschichte der Lebewesen zurückgeht, um so schwieriger gestalten sich solche gesicherten Aussagen. Obwohl z. B. die Schneckengehäuse des Mitteldevons sich in ihren Grundformen oft nur wenig von heute lebenden Arten unterscheiden, weichen die Schnecken selbst doch von ihnen anatomisch wahrscheinlich weitgehend ab. Die scheinbare äußere Ähnlichkeit beruht meistens auf Konvergenz, also die Anpassung an ähnliche Umweltbedingungen. Die meisten rezenten marinen Gastropoden leben ebenso wie ihre fossilen Vorfahren überwiegend im Epi- und Endobenthos im Bereich der sandigen, schlammigen und felsigen Meeresböden (WENZ 1938). Dies gilt auch für die meisten paläozoischen Gastropoden (COX 1960 u. v. a. m.). Andererseits leben z. B. moderne Schlitzbandschnecken der Gattung *Pleurotomaria* nur in der Tiefsee, während devonische, ähnlich aussehende Verwandte auch das Flachwasser in der Nähe von Riffen besiedelten. Eine direkte Übertragung von Erkenntnissen über rezente Schnecken auf fossile ist deshalb nicht immer ohne weiteres möglich. Dennoch lassen sich einige Gruppen der Schnecken über lange Zeiträume der Evolution verfolgen.

Besonders über ihre Schalenfeinstruktur und die Individualentwicklung einzelner Gruppen sind diese in Beziehung zu moderneren Schneckenfamilien zu setzen (BANDEL 1982, 1991, 1993 a, b; BANDEL & GELDMACHER 1996; BANDEL & FRYDA 1998). So können erhaltene Embryonalwindungen (Protoconche) Aussagen über Verwandtschaftsbeziehungen erlauben (BANDEL 1997). Diese Merkmalsanalyse ist aber erst in den letzten Jahrzehnten überhaupt möglich und wird durch das Fehlen von vollständig erhaltenen Schalen erschwert. Außerdem ist sie oft nur für Spezialisten möglich, da sie eine Untersuchung unter dem Elektronenmikroskop

voraussetzt. Für das Mitteldevon Deutschlands liegen erst relativ wenige Befunde vor (FRYDA 1999a, b; HEIDELBERGER & BANDEL 1999; BANDEL & HEIDELBERGER im Druck).

2 Neueste systematische Klassifikationsversuche

BANDEL (1997) unterteilt die Schnecken in fünf Unterklassen (Abb. 1):
1. Die **Archaeogastropoden**, die nur ein einfaches Embryonalschälchen aufweisen. An die Primärschale schließt sich direkt das Gehäuse des erwachsenen Tieres an. Die Archaeogastropoden werden heute unterteilt in die einen Schlitz und ein Schlitzband tragenden Selenimorpha und die schlitzlosen Trochomorpha sowie die turmförmigen Stylogastropoda und die linksgewundenen, ein Schlitzband aufweisenden Cirroidea, deren genaue Beziehungen zu den beiden erst genannten Gruppen aber noch nicht völlig geklärt sind. Während die Selenimorpha heute noch mit den Gattungen *Pleurotomaria, Fissurella, Scissurella* und *Haliotis* vertreten sind und die fossilen Trochomorpha direkt in die modernen Trochoidea überleiten, sind die Stylogastropoda und Cirroidea ausgestorben. Die meisten der in der klassischen Literatur zu den Gattungen *Pleurotomaria, Turbo, Trochus* und *Cirrus* gerechneten fossilen Arten sind unter neuen Gattungsbezeichnungen hierher zu rechnen. Die als *Loxonema* und *Murchisonia* bezeichneten Arten gehören zumindestens teilweise ebenfalls zu den Archaeogastropoden.

2. Die **Neritimorpha**, die zusätzlich zur winzigen, uhrglasförmigen Embryonalschale eine aus mehreren Windungen bestehende Larvenschale besitzen, die diese überdeckt. Fossile Vertreter besaßen dagegen noch eine offen aufgewundene Larvalschale. Sie wurden in der klassischen Literatur meistens unter der Gattungsbezeichnung *Natica* zusammengefasst.

3. Die **Euomphalomorpha**, deren keulenförmige Embryonalschale und bis zu einer Windung umfassende Larvalschale stets offen aufgewunden sind. Diese Gruppe ist ebenfalls ausgestorben und beinhaltet die meistens Arten der Gattungen *Straparollus* und *Euomphalus*.

4. Die **Caenogastropoda**. Sie besitzen eine kleine Embryonalschale und eine aus mehreren Windungen bestehende Larvalschale in der gleichen Windungsrichtung wie die Schale des erwachsenen Tieres. Larval- und Erwachsenenschale unterscheiden sich immer deutlich in ihrer Ornamentierung. Ihr Vorkommen ist erst ab dem Karbon gesichert. Vielleicht sind die bereits im Devon auftretenden Peruneloidea als Stammgruppe der Caenogastropoda zu betrachten.

5. Die **Heterostropha**. Ihre aus mehreren Windungen bestehende Larvalschale steht in einem deutlichen Winkel zur Erwachsenenschale.

6. Einige Autoren betrachten die bilateral-symmetrischen Bellerophontiden als eigenständige Gruppe (Unterklasse **Amphigastropoda**) innerhalb der

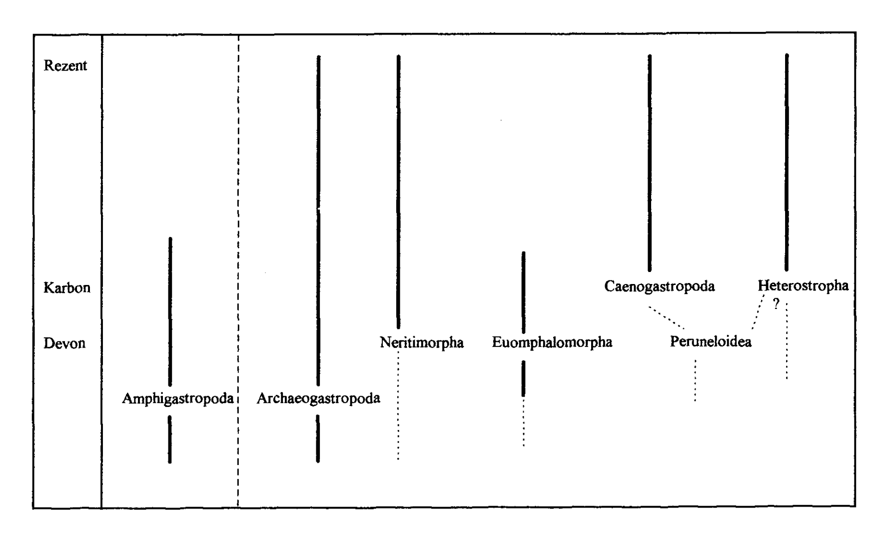


Abbildung 1: Schematische Übersicht über die Unterklassen der Schnecken abgeleitet aus neuesten Ergebnissen der Schalenstrukturanalyse und der Ausbildung bestimmter ontogenetischer Entwicklungsformen (stark vereinfacht) (nach BANDEL 1997)

Schnecken (BANDEL 1997; FRYDA 1999a); andere dagegen stellen sie zu den Monoplacophora.

3 Fundorte mitteldevonischer Schnecken

Bis auf die monographische Beschreibung einzelner Arten ist über die Schnecken des Erdaltertums (Paläozoikum) insgesamt wenig bekannt, da die Fundmöglichkeiten stark eingeschränkt sind. Wir haben in Deutschland das Glück, vor allem im Rheinischen Schiefergebirge und in Teilen des Harzes mitteldevonische Schichten aufgeschlossen zu finden. Diese wurden auch relativ früh zu Beginn der paläontologischen Forschungsgeschichte untersucht, und so existieren über Fossilien aus dem Mitteldevon einige hervorragende Sammlungen und Beschreibungen (ARCHIAC & VERNEUIL 1842; GOLDFUSS 1844; SANDBERGER & SANDBERGER 1850–56, um eine Auswahl zu nennen). Daneben gibt es zahlreiche private Sammlungen, deren Schätze sicher noch nicht alle gesichtet sind.

Dass auch die Lahnmulde, also ein durch Mitglieder des Nassauischen Vereins für Naturkunde in Wiesbaden seit Beginn seiner Gründung schwerpunktmäßig untersuchtes Gebiet, zu diesen seltenen und gut aufgeschlossenen historischen Fundorten gehört, ist seit Mitte des letzten Jahrhunderts bekannt.

Im Mitteldevon (vor ca. 380 Millionen Jahren) bildeten sich durch untermeerische vulkanische Sedimente in der südwestlichen Lahnmulde Flachwasserareale, auf denen Riffe entstehen konnten (BUGGISCH & FLÜGEL 1992). So konnten Rif-

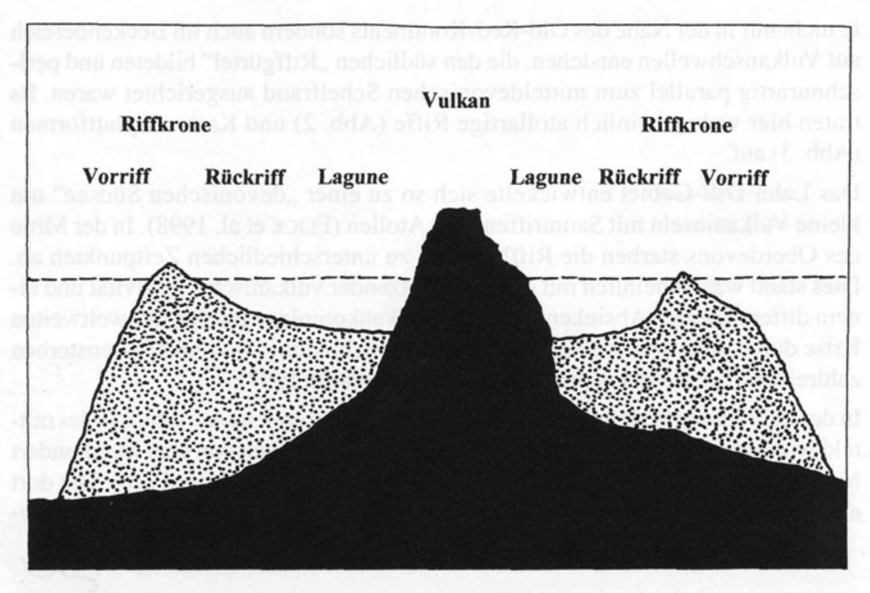


Abbildung 2: Querschnitt durch ein Atoll mit zentralem Vulkan
Untergrund und Vulkan: schwarz, Riff: punktiert

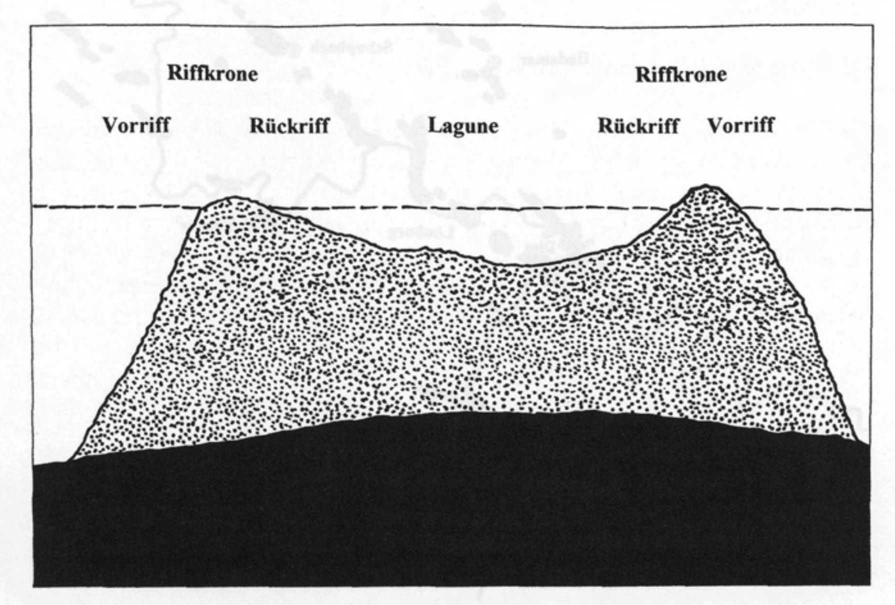


Abbildung 3: Querschnitt durch eine Karbonatplattform
Untergrund und Vulkan: schwarz, Riff: punktiert

fe nicht nur in der Nähe des Old-Red-Kontinents sondern auch im Beckenbereich auf Vulkanschwellen entstehen, die den südlichen „Riffgürtel" bildeten und perlschnurartig parallel zum mitteldevonischen Schelfrand ausgerichtet waren. Es traten hier wahrscheinlich atollartige Riffe (Abb. 2) und Karbonatplattformen (Abb. 3) auf.

Das Lahn-Dill-Gebiet entwickelte sich so zu einer „devonischen Südsee" um kleine Vulkaninseln mit Saumriffen oder Atollen (Flick et al. 1998). In der Mitte des Oberdevons starben die Riffbereiche zu unterschiedlichen Zeitpunkten ab. Dies stand wahrscheinlich mit erneut einsetzender vulkanischer Aktivität und einem differenzierten Absinken einzelner Vulkankomplexe infolge der weltweiten Krise durch die Adorf-Kellwasser-Events in Verbindung, was ein Massensterben zahlreicher Tierarten auslöste (Braun & Königshof 1997).

In der Lahnmulde finden sich in Kalksteinbrüchen zahlreiche Aufschlüsse des mitteldevonischen Massenkalks, der teilweise eine Mächtigkeit von über zweihundert Meter erreicht (Flick et al. 1998; Flick & Nesbor 1990; Thews 1996). Die dort angeschnittenen lokalen Riffareale wurden von riffbildenden Organismen, zu-

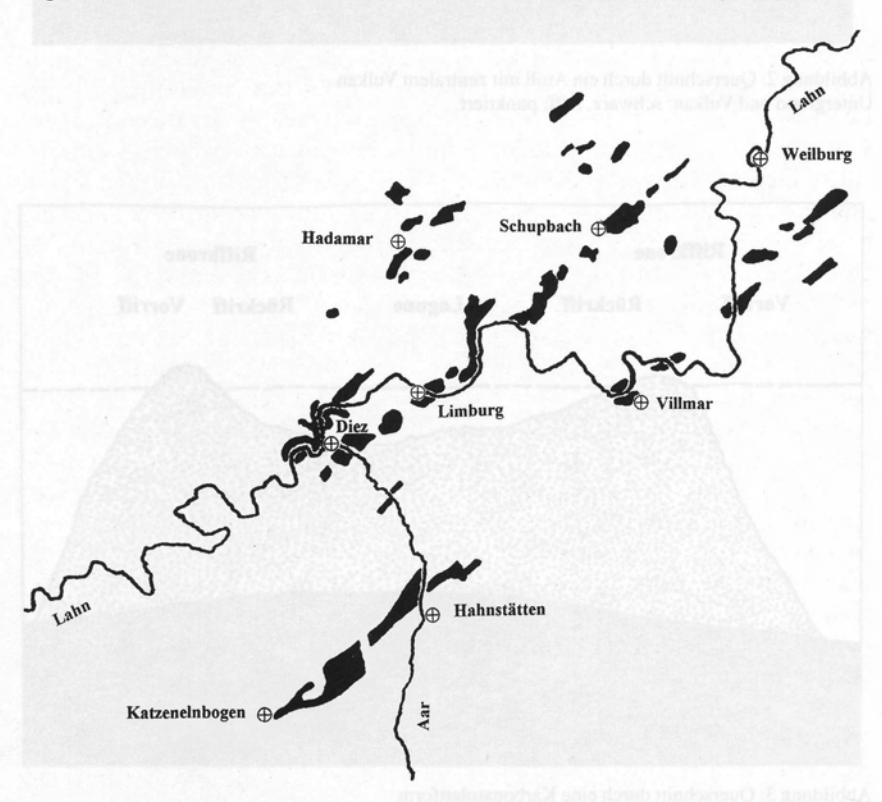


Abbildung 4: Verteilung der Massenkalk-Vorkommen in der südwestlichen Lahnmulde

meist von großen Stromatoporen und nur vereinzelt von tabulaten und rugosen Korallen (JUX 1960; KREBS 1971) über vulkanischen Ablagerungen gebildet.

Ein großer Teil des Kalksteins besteht aus Riffschutt in sehr unterschiedlicher Korngröße, der in den Hohlräumen des Riffes selbst oder besonders im Vor- und Rückriffbereich abgelagert wurde.

Der Massenkalk der Lahnmulde lässt sich dabei von Nordwest nach Südost in vier Bereiche (1.–3. nach BECKER & KIRNBAUER 1998) gliedern (Abb. 4):
1. der „Hadamarer Mitteldevonzug" von Steinsberg über Balduinstein, Diez, Altendiez, Hadamar, Limburg, Steeden, Schupbach, Wirbelau, Gaudernbach und Odersbach bis Weilburg
2. der „Schalstein-Hauptsattel" von Holzheim über Runkel, Villmar, Arfurt, Aumenau, Braunfels und Oberbiel bis Wetzlar
3. die „Hahnstättener Mulde" von Katzenelnbogen über Mudershausen bis Hahnstätten (THEWS 1996)
4. die „Lindener Mark" bei Gießen (LOTZ 1900; KEGEL 1953)

Die Bedeutung der Funde zwischen Diez und Gießen wird jedoch heute allgemein unterschätzt und als regionale, fast „heimatkundliche" Geologie abgetan. Dies liegt mit Sicherheit an der im Vergleich zur Eifel oder der Paffrather Mulde kleinen Zahl von bekannten, in Museen aufbewahrten Fundstücken und der geringen Beachtung, die nahe gelegene Fundstellen generell durch wissenschaftliche Institutionen erfahren. Dabei treten an einigen Fundstellen in der Lahnmulde Fossilien, darunter besonders Schnecken, in plastischer Schalenerhaltung und in großer Individuen- und Artenzahl gehäuft auf. Deshalb muss an dieser Stelle die besondere Bedeutung der für Deutschland und Europa einmaligen, großen Sammlung der Brüder FRIDOLIN und GUIDO SANDBERGER betont werden, die im Museum Wiesbaden aufbewahrt wird. Es handelt sich hierbei um Exemplare von mindestens zwei Fundorten in der Nähe der Stadt Villmar an der Lahn (nämlich die historischen Lokalitäten „Bodensteiner Lay" und „Wilhelmsmühle", siehe hierzu G. SANDBERGER 1842). In dieser Sammlung liegen mehr als 60 unterschiedliche Schneckenarten aus dem oberen Mitteldevon vor, die sich in ihrer Zusammensetzung deutlich von anderen mitteldevonischen Fundorten unterscheidet. Als Begleitfauna wurden von SANDBERGER & SANDBERGER außerdem Stromatoporen (hierbei handelt es sich nach heutigen Vorstellungen um fossile Verwandte von Schwämmen), Korallen, Seelilien, Dentalien, Trilobiten, Käferschnecken und Kopffüßer nachgewiesen. Durch die Verknüpfung von Erkenntnissen aus Originalsammlungen und durch eine Neubearbeitung in den letzten Jahren (HEIDELBERGER 2000) kann man für einzelne Schneckenarten genauere Bezüge aufdecken.

3.1 Villmar

Die Villmarer Schnecken lassen sich mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit als wichtige Besiedler des nahen Vorriffs charakterisieren. Sie lebten möglicherweise von

Pflanzen, Algenmatten oder Tierkrusten (in Analogie zu rezenten Riffschnecken), konnten sich aufgrund ihrer generell geringen Größe gut in Spalten oder auf unebenem, geröllhaltigem Untergrund bewegen. Für die Gattung *Platyceras* wird außerdem eine parasitische oder koprophage (d. h. Kot fressende) Lebensweise vermutet, da einige Exemplare von Fundorten außerhalb der Lahnmulde erhalten sind, die auf Seelilienkronen in der Nähe der Analöffnung sitzen. Ob es bereits räuberische Schnecken gab, ist umstritten. Bohrlöcher an fossilen Brachiopoden werden aber dahin gehend interpretiert, dass sie von Schnecken angebohrt und ausgesaugt wurden (JUX 1980).

Für die Fauna von Villmar zeigt sich, dass vor allem kleinere „Altschnecken" überwiegen, daneben treten aber auch vielfältige Arten der Neritimorpha, Bellerophontidae, einige Euomphalomorpha und Subulitoidea und bestimmte Arten der Murchisonoidea (die für die Fauna der Bodensteiner Lay charakteristische *Murchisonia defrancei* (Taf. 1, S. 118), die hier die individuenreichste Art darstellt) auf. Besonders Vertreter der selenimorphen Gattung *Devonorhineoderma* sind am Fundort Wilhelmsmühle sehr häufig, dabei lässt sich noch nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei bestimmten Formen um Arten oder Varietäten handelt. Bekannt ist der Fundort auch für die Gattungen *Scoliostoma* und *Catantostoma* (Taf. 1, S. 118), die eine auffällige Verdrehung ihrer letzten Windungen zeigen. Die Artenzahl ist sehr hoch, die Individuenzahl pro Art dagegen eher gering. Ihr Lebensraum im Vorriff-Bereich bot viele verschiedene ökologische Nischen, die wahrscheinlich von spezialisierten Arten besiedelt wurden.

Nach dem grundlegenden Werk von SANDBERGER & SANDBERGER (1850–56) widmeten sich noch weitere Autoren den Fundstellen in der Lahnmulde, wie z. B. RIEMANN (1885, Taubenstein bei Wetzlar), MAURER (1885) und BEYER (1896, Haina bei Waldgirmes), HOLZAPFEL (1895, ebenfalls Villmar) und LOTZ (1900, Lindener Mark bei Gießen). Doch trotz dieser zahlreichen Fundstellen blieb die Frage weitgehend ungeklärt, inwiefern die recht unterschiedlichen Faunengemeinschaften der Lahnmulde und z. B. der Paffrather Mulde bei Bergisch Gladbach in der Nähe von Köln in Zusammenhang stehen. HOLZAPFEL (1895) formulierte schon recht früh die Vermutung, dass es sich nicht unbedingt um stratigraphische Differenzen, sondern um faziesabhängige Verteilungen handeln könnte. Eine Beurteilung dieser Frage war aber bislang eher schwierig, da meistens die genauen Fundpunkte der Fossilien unsicher oder nicht mehr zugänglich sind.

3.2 Hahnstätten

Als besonderer Glücksfall muss deshalb das Auftreten von mitteldevonischen Fossilien, vor allem von Schnecken im Steinbruch der Schaefer-Kalkwerke bei Hahnstätten im Dreieck zwischen Hahnstätten, Oberneisen und Lohrheim in der Nähe von Diez betrachtet werden. Zwar hatte SANDBERGER bereits 1883 von Schneckenfunden aus der nahe liegenden, damals bestehenden Grube „Phoenix" bei Lohrheim berichtet, diese Spur kann jedoch erst heute wieder aufgenommen werden, wo durch den fortschreitenden Abbau von Massenkalk im großen Stein-

bruch ständig neue Fundbereiche aufgeschlossen werden. Die Schneckenvielfalt dieser Lokalität übertrifft dabei alle bis dahin bekannten Fundorte für mitteldevonische Gastropoden in Deutschland. Hier konnten alleine 24 neue Arten festgestellt werden (zur Systematik der einzelnen Schneckenarten vergleiche HEIDELBERGER 2000).

Der Massenkalk weist bei Hahnstätten eine Mächtigkeit von 176 m auf (146 m ü. NN bis -30 m). Er wird von einer einige Zentimeter bis ca. 1 m dicken Brauneisenschicht überdeckt, die wiederum unter einer dicken Schicht aus tertiären Tonen, Sanden und Kiesen liegt. Diese Ton- und Brauneisenschichten werden für den Kalkabbau als erstes abgeräumt. Der darunter zum Vorschein kommende hellgraue Massenkalk, der eine Reinheit von über 90 % besitzt, ist an seiner Oberfläche verwittert und so werden die sonst völlig im harten Kalkstein eingeschlossenen Fossilien frei.

Im Steinbruch Hahnstätten traten in den letzten fünf Jahren zwei Fundbereiche mit unterschiedlicher Schneckenfauna auf, die teilweise miteinander verzahnt waren.

Im ersten Bereich fanden sich interessanterweise Schneckenarten wie sie größtenteils von Villmar bekannt sind. Daneben ließen sich in dem umgebenden Gestein größere, meist geröllartig zerbrochene Stücke von ästigen und knolligen Stromatoporen, tabulaten Korallen, Muscheln und sehr selten Seelilien und Kopffüßern (*Goniatites* sp.) erkennen. Nach dem Bild dieser Makrofossilien zu urteilen, könnte es sich um Riffschutt handeln, der nicht sehr weit transportiert und im nahen Rückriff-Bereich abgelagert wurde.

3.2.1 Schnecken im Rückriff von Hahnstätten

Folgende Schneckenarten ließen sich im Rückriff-Bereich von Hahnstätten nachweisen:

Bellerophon (Bellerophon) lineatus DECHEN, 1832 (Taf. 2, S. 119)
Retispira elegans (FÉRUSSAC & ORBIGNY, 1840)
Retispira elevata HEIDELBERGER, 2000
Tropidodiscus phoenix HEIDELBERGER, 2000
Odontomaria semiplicata (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Whidbornia trochoides (WHIDBORNE, 1892)
Mourlonia tenui-arata (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Villmaria ventricosa HEIDELBERGER, 2000
Villmaria linteata (GOLDFUSS, 1844)
Pleurotaunica fina HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 2, S. 119)
Baylea verneuili nov. nom. (= *Trochus yvanii* ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Kirchneriella striata ? (GOLDFUSS, 1844)
Lentipleura klippsteinii (GOLDFUSS, 1844)
Devonorhineoderma orbignyana (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Devonorhineoderma tricincta (GOLDFUSS, 1844)

Devonorhineoderma lonsdalei (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Devonorhineoderma bandeli HEIDELBERGER, 2000
Fridolinata planannulata (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Catantostoma clathratum SANDBERGER, 1842
Champernownia multispira (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Champernownia champernowni (WHIDBORNE, 1892)
Champernownia wagneri HEIDELBERGER, 2000
Australonema acuta HEIDELBERGER, 2000
Delphinuella subarmata (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Antitrochus nodulosus (SANDBERGER, 1842)
Porcellia cornuarietis (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Spanionema scalaroides (WHIDBORNE, 1889)
Clathronema reticulata (PHILLIPS, 1841)
Murchisonia sandbergeri PAECKELMANN, 1922
Murchisonia basalestriata HEIDELBERGER, 2000
Murchisonia vicariana WHIDBORNE, 1892
Murchisonia lohrheimi HEIDELBERGER, 2000
Devonocerithioides gracilis nov. nom. (= *Pleurotomaria bilineata* SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56
Scoliostoma dannenbergi BRAUN, 1838
Dentanitella obtusa HEIDELBERGER, 2000
Astralites sublimbatus (ORBIGNY, 1850)
Devonoconica undullaria HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 2, S. 119)
Devonoconica colorata HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 2, S. 119)
Straparollus laevis (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Straparollus turritus (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Straparollus planus HEIDELBERGER, 2000
Serpulospira serpula (KONINCK in ARCHIAC & VERNEUIL, 1842) var. *A*
Serpulospira serpula (KONINCK in ARCHIAC & VERNEUIL, 1842) var. *B*
Rhenomphalus germanus (PHILLIPS, 1841)
Plagiothyra purpurea (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Plagiothyra tubericosta (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Plagiothyra multispiralis FRYDA, 1998
Littorinides sextalineatus HEIDELBERGER, 2000
Paffrathopsis lirata (SANDBERGER, 1842)
Paffrathia aarica HEIDELBERGER, 2000
Turbonitella ussheri (WHIDBORNE, 1891)
Basiplanus baldus HEIDELBERGER, 2000
Naticonoda prieuri HEIDELBERGER, 2000
Naticonoda elegans HEIDELBERGER, 2000
Natirhenia margaritifera (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Spiranodus quadrilineatus HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 2, S. 119)
Lotzia schaeferkalki nov. nom. (= *Trochonema subarmata* LOTZ, 1900)

Hessonia piligera (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Macrochilina chattolina nov. nom. (= *Macrochilina ventricosa* SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Donaldina gigantea HEIDELBERGER, 2000
Turridina margarita HEIDELBERGER, 2000

3.2.2 Schnecken des Lagunenbereichs von Hahnstätten

Ein weiterer Fundbereich im Steinbruch in Hahnstätten wies feinen Kalkschlamm mit kleineren und größeren Stromatoporenbruchstücken im umgebenden Gestein auf. Hier fanden sich neben den Leitfossilien *Stringocephalus burtini* und *Uncites gryphus* ebenfalls gut erhaltene, besonders große Muscheln und Schnecken. Typischerweise kamen hier, genau so wie im Schwarzbach-Tal bei Ratingen (STRUVE 1982) stets Exemplare der Muscheln *Megalodon abbreviatus* und *Mecynodon carinatus* gemeinsam mit den meist spindel- bis turmförmigen Schnecken der Gattungen *Macrochilina* und *Murchisonia* vor. STRUVE (1982) hat sogar für diese typische Faunengemeinschaft bereits den Namen „Stringunc-Fauna der Mecynodon-Zeit“ geprägt. Er ging davon aus, dass es sich um eine Faunengemeinschaft der seichten, lichtdurchfluteten Lagune gehandelt haben könnte. Das Wasser war seiner Ansicht nach vermutlich nur schwach bewegt (mäßig bis niedriges energetisches Niveau). Er belegte diese Annahme mit der relativen Größe der hier vorkommenden Arten, die durch turbulenteres Wasser mit Sicherheit stärker verdriftet worden wären und darum auch mehr Verletzungsspuren aufweisen müßten als dies hier der Fall ist. Wahrscheinlich wurden sie autochthon eingebettet (STRUVE 1982, 1989).

Ähnliche Umweltbedingungen dürften auch in diesem Teil des heutigen Hahnstättener Massenkalks vorgeherrscht haben. Hier sind die Individuen für mitteldevonische Schnecken sehr groß (bis fast 10 cm Höhe), ebenso wie dies für Muscheln und Brachiopoden der Fall ist. Wundheilungen kann man nur sehr selten erkennen. Die empfindlichen Spitzen und Mundöffnungen sind allerdings meistens nicht erhalten geblieben. Die meisten Arten sind kräftig ornamentiert, was nach BLODGETT, ROHR & BOUCOT (1988, 1990) ein Hinweis auf ein besonders warmes, tropisches Klima sein könnte.

Man kann den hypothetischen Karten des Mitteldevons entnehmen, dass Hahnstätten wahrscheinlich nur wenig südlich des mitteldevonischen Äquators lag (Abb. 5). In diesem lagunären Flachwasserbereich überwiegen neben *Macrochilina schlotheimi, Paffrathopsis subcostata* und *Bellerophon lineatus* ganz eindeutig die Murchisonoidea in vielfältiger Ausprägung. Vor allem Exemplare der extrem variablen *Murchisonia bilineata* kommen hier hundertfach vor. Seltener dagegen sind *Murchisonia bicoronata, hibernia* und *angustetaeniata* sowie die mit Hohlstacheln ornamentierten *Murchisonia spinacavus*, die ebenfalls infraspezifisch sehr variabel ist und deren Verwandtschaft zu den übrigen hier vorkommenden Murchisonien noch nicht völlig geklärt ist. Möglicherweise lässt

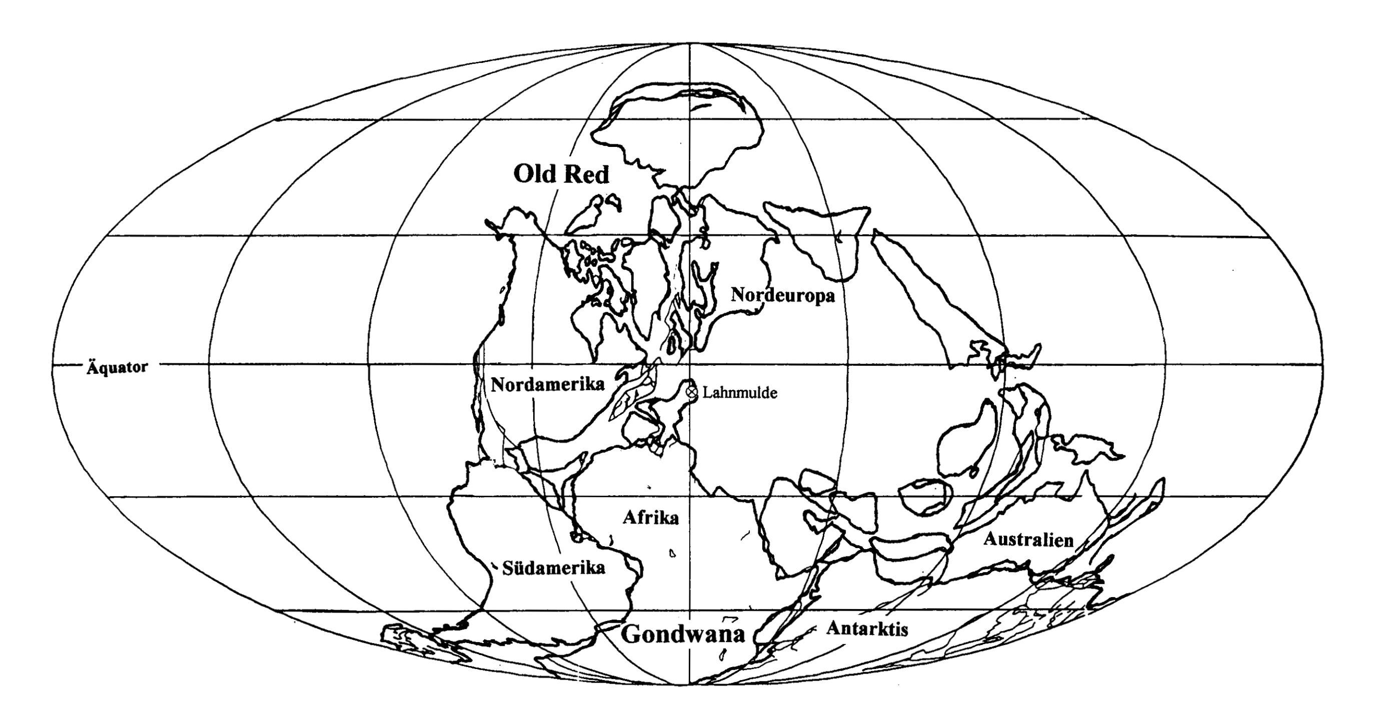


Abbildung 5: Hypothetische Lage der Kontinente in der Zeit des Mitteldevons (nach Blodgett, Rohr & Boucot 1990 basierend auf Scotese 1986)

sich die Variabilität der Gattung *Murchisonia* mit der Variabilität der rezenten Gattung *Terebralia* vergleichen (BANDEL 1998). Die kräftige Ornamentierung bot hier vielleicht einen Vorteil, um sich im schlammigen Sediment oder losen Geröll einzugraben.

Auch *Macrochilina schlotheimi* weist mehrere Varietäten auf, die die systematische Bearbeitung schon immer erschwert haben. Die Variabilität einzelner Murchisonien- und Macrochilinenarten hängt sicher mit der großen Zahl unbesetzter ökologischer Nischen in diesem Bereich zusammen. Von einer monotonen, wenig diversen Fauna des Rückriffs und der Lagune (BURCHETTE 1981) kann also nicht generell gesprochen werden. An dieser Fundstelle treten die meisten Übereinstimmungen zur Schneckenfauna der Paffrather Mulde (Bergisches Land) auf, deren Fundstellen weltweit als die typischsten des Mitteldevons gelten.

Folgende Schneckenarten traten im zweiten Fundbereich (der Lagune) auf:
Bellerophon (Bellerophon) lineatus DECHEN, 1832 (Taf. 2, S. 119)
Buechelia goldfussi SCHLÜTER, 1894
Euryzone delphinuloides (SCHLOTHEIM, 1820)
Euryzone delphinuloides var. a
Lahnia froeberi HEIDELBERGER, 2000
Nodinella sterrmannia HEIDELBERGER, 2000
Astralites sublimbatus (ORBIGNY, 1850)
Paffrathopsis subcostata (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842) (Taf. 2, S. 119)
Naticonoda prieuri HEIDELBERGER, 2000
Macrochilina schlotheimi (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Murchisonia bilineata archiaci PAECKELMANN, 1922
Murchisonia bilineata paffrathia nov. nom. (= *Murchisonia bilineata* ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Murchisonia bilineata intermedia ARCHIAC & VERNEUIL, 1842
Murchisonia bilineata coronata ARCHIAC & VERNEUIL, 1842
Murchisonia bilineata turbinata BRONN, 1851–56
Murchisonia spinosa turboides WINTERFELD, 1894
Murchisonia spinosa spinosa PHILLIPS, 1841
Murchisonia bicoronata PAECKELMANN, 1922
Murchisonia spinacavus HEIDELBERGER, 2000
Murchisonia angustetaeniata PAECKELMANN, 1922
Murchisonia hibernia HEIDELBERGER, 2000
Murchisonia lohrheimi HEIDELBERGER, 2000
Devonocerithioides whidborni (FRYDA, 1998)

Einige Arten wie *Buechelia goldfussi, Astralites sublimbatus, Naticonoda prieuri, Macrochilina schlotheimi* und *Bellerophon lineatus* traten sowohl im Rückriff als auch im lagunären Bereich auf, die meisten Arten sind jedoch auf einen Bereich beschränkt.

Es ist generell nicht ganz auszuschließen, dass auch zeitliche Unterschiede bei der Ausbildung dieser beiden Fundbereiche eine Rolle gespielt haben könnten. Der Massenkalk lässt sich zwar eindeutig in das obere Mitteldevon (Givetium) einordnen, aber einzelne, klar abgegrenzte Schichten wie z. B. in der Eifel sind fast nicht differenzierbar. Eine Conodontenanalyse ist wegen fehlender Conodonten aufgrund der geringen Wassertiefe fast unmöglich (siehe auch OETKEN 1996; BUGGISCH 1997).

3.3 Hohlenfels

Der ebenfalls noch nie faunistisch beschriebene ehemalige Steinbruch „Hibernia" der Firma Dyckerhoff bei Hohlenfels in der Nähe von Katzenelnbogen weist in Verwitterungstaschen eine Lagunenfauna auf, deren Elemente bis auf wenige Ausnahmen mit denjenigen aus Hahnstätten und Paffrath vergleichbar sind: besonders große, turmförmige, dickschalige und reich ornamentierte Formen der Gattungen *Murchisonia,* weiterhin große Exemplare der Gattungen *Euryzone, Macrochilina, Buechelia* und *Paffrathopsis* lebten massenhaft in diesem Lebensraum (die man deshalb auch für Hohlenfels und Hahnstätten *„Murchisonia bilineata-Macrochilina schlotheimi*-Fazies" nennen könnte). Besonders häufig tritt im Steinbruch Hohlenfels nur in einem kleinen Fundbereich auch die neue Gattung *Nodinella* mit zwei Arten auf (*Nodinella sterrmania* HEIDELBERGER, 2000, siehe Taf. 3, S. 120 und *Nodinella dualia* HEIDELBERGER, 2000). Die Schnecken sind durch nachträgliche Gesteinsbewegungen stark verdrückt und skurril verzerrt und können deshalb kaum metrisch exakte Hinweise geben. *Stringocephalus* sp. und *Uncites gryphus* liegen hier wieder vor, wie auch die Muscheln *Mecynodon carinatus* und *Megalodon abbreviatus.*

Man kann hier folgende Schneckenarten beobachten:
Bellerophon (Bellerophon) lineatus DECHEN, 1832
Buechelia goldfussi SCHLÜTER, 1894
Euryzone delphinuloides (SCHLOTHEIM, 1820)
Euryzone delphinuloides var. a
Lahnia froeberi HEIDELBERGER, 2000
Winterbergiella semicostata (GOLDFUSS, 1844)
Nodinella sterrmannia HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 3, S. 120)
Nodinella dualia HEIDELBERGER, 2000
Murchisonia bilineata archiaci PAECKELMANN, 1922
Murchisonia bilineata coronata ARCHIAC & VERNEUIL, 1842
Murchisonia bilineata turbinata BRONN, 1851–56
Murchisonia spinosa turboides WINTERFELD, 1894
Murchisonia spinosa spinosa PHILLIPS, 1841 (Taf. 3, S. 120)
Murchisonia bicoronata PAECKELMANN, 1922
Murchisonia spinacavus HEIDELBERGER, 2000
Murchisonia hibernia HEIDELBERGER, 2000 (Taf. 3, S. 120)
Murchisonia lohrheimi HEIDELBERGER, 2000

Devonocerithioides whidborni FRYDA, 1998
Straparollus laevis (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Straparollus planus HEIDELBERGER, 2000
Serpulospira serpula (KONINCK in ARCHIAC & VERNEUIL, 1842) var. *A* (Taf. 3, S. 120)
Astralites sublimbatus (ORBIGNY, 1850) (Taf. 3, S. 120)
Paffrathopsis subcostata (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)
Lotzia schaeferkalki nov. nom. (= *Trochonema subarmata* LOTZ, 1900)
Hessonia piligera (SANDBERGER & SANDBERGER, 1850–56)
Macrochilina schlotheimi (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842)

Das Auftreten bestimmter, für andere mitteldevonische Fundstellen des Rheinischen Schiefergebirges charakteristischer Arten, wie z. B. *Nodeuomphalus labadyei* (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842), *Gyronema (Nodogyronema) armata* (GOLDFUSS, 1844), *Devonospira schwelmensis* (KAYSER, 1889) und *Pseudomphalotrochus leonhardi* (ARCHIAC & VERNEUIL, 1842), kann dagegen bisher für die Lahnmulde nicht bestätigt werden.

4 Abschließende vergleichende Betrachtung

Gastropoden treten nicht nur begrenzt im lagunären Bereich der Riffe auf wie LECOMPTE (1970) annahm, sondern bestimmte Arten besiedeln auch Zonen in der Nähe des eigentlichen Riffs. Dies lässt sich aus den in der Lahnmulde gemachten Beobachtungen zeigen. Natürlich stellt jede Aufsammlung von Fossilien immer nur einen Teilaspekt der tatsächlich dort vorkommenden Arten dar, da besonders große und besonders kleine Arten weniger gut erhalten bleiben. Dennoch kann man feststellen, dass manche Arten charakteristischer Weise nur an einzelnen Fundorten auftreten, an anderen dagegen überhaupt nicht, obwohl Arten mit ähnlicher Größe durchaus vorhanden sind. So ist zum Beispiel die Verteilung besonders der einzelnen Murchisonienarten, aber auch von Vertretern weiterer Gattungen auf die unterschiedlichen Faziestypen charakteristisch und zeigt relativ wenige Überschneidungen.

Schon HOLZAPFEL (1895) stellte fest, dass sich die zum Teil recht unterschiedlichen Faunenfunde an verschiedenen Stellen des Lahngebietes im damals als recht homogen betrachteten Massenkalk nicht ausschließlich auf stratigraphische, zeitliche Diversität zurückführen lassen, sondern vielmehr auf eine fazielle. Seine Interpretation, dass große, dickschalige Mollusken vorwiegend im näheren Riffbereich vorkommen, während dünnschalige, kleine Formen die Lagune besiedeln (a. a. O., S. 361), kann jedoch im Lichte der neueren Forschung nicht aufrecht erhalten werden. Die folgende Tabelle ist nach dem Auftreten der Arten innerhalb der Fundorte angeordnet, um zum einen die Vielfalt der Schnecken und zum anderen die Überschneidungen der Arten in den verschiedenen faziellen Bereichen zu verdeutlichen.

Tabelle 1: Bisher nachgewiesene Individuenzahl pro Art für die Fundorte in der Lahnmulde

	Villmar	Hahnstätten Rückriff	Hahnstätten Lagune	Hohlenfels
Bellerophon (Aglaoglypta) tuberculatus	2			
Euryzone naticaeformis	1			
Platyloron bischofii	16			
Eoplatyzona squamato-plicata	1			
Planispira euomphalus	16			
Quadricarina lenticularis	3			
Mourlonia macrostoma	2			
Lahnospira fasciata	5			
Lahnospira taeniata	1			
Villmaria subclathrata	1			
Devonorhineoderma beaumonti	10			
Devonorhineoderma quadricincta	6			
Winterbergiella praebinodosa	10			
“Pleurotomaria“ bicoronata	1			
“Pleurotomaria“ sigaretus	5			
Lineata zenkeri	3			
Antirotella unica	1			
Littorella subrugosa	1			
Givediscus lahnicus	7			
Limburgia squamifer	15			
Omphalocirrus spinosus	8			
Omphalocirrus beyeri	2			
Antitrochus sinistrorsa	1			
Trochagnesia exsiliens	1			
Hesperiella lahniensis	4			
Porcellia bifida	7			
„Holopella“ piligera	30			
„Holopella“ tenuisulcata	1			
Loxonema bongardia	3			
Stylonema rennoni	1			
Palaeozygopleura costata	12			
Cookiloxa amleri	1			
Scoliostoma expansilabrum	1			
Scoliostomina layensis	5			
Scoliostomina gracile	2			
Serpulospira serpula A	1			
Rhenomphalus rota	5			
Ornollus annulatus	3			
Ornollus decussatus	1			
Plagiothyra suborbicularis	1			
Littorinides subclathratum	3			
„Naticopsis“ macrostoma	1			
Platyceras gracilis	2			
Macrochilina subovata	7			
Murchisonia defrancei	50			
Murchisonia nerinea	3			
Murchisonia tricincta	1			
Retispira elegans	3	7		

Tabelle: 1 (Fortsetzung)

	Villmar	**Hahnstätten Rückriff**	**Hahnstätten Lagune**	**Hohlenfels**
Odontomaria semiplicata	3	10		
Mourlonia tenui-arata	1	3		
Villmaria catenulata	10	1		
Villmaria linteata	1	1		
Lentipleura klippsteinii	1	2		
Devonorhineoderma orbignyana	20	5		
Devonorhineoderma lonsdalei	10	1		
Fridolinata planannulata	3	2		
Catantostoma clathratum	5	5		
Champernownia multispira	3	1		
Delphinuella subarmata	5	1		
Antitrochus nodulosus	15	1		
Porcellia cornuarietis	4	1		
Spanionema scalaroides	2	1		
Clathronema reticulata	1	1		
Murchisonia sandbergeri	12	30		
Murchisonia basalestriata	1	3		
Devonocerithioides gracilis	1	1		
Scoliostoma dannenbergi	8	5		
Plagiothyra purpurea	3	5		
Plagiothyra tubericosta	1	1		
Paffrathopsis lirata	7	7		
Macrochilina chattolina	14	1		
Paffrathia aarica		1		
Turbonitella ussheri		1		
Basiplanus baldus		1		
Naticonoda prieuri		22		
Naticonoda elegans		1		
Natirhenia margaritifera		2		
Spiranodus quadrilineatus		7		
Donaldina gigantea		2		
Turridina margarita		4		
Retispira elevata		1		
Tropidodiscus phoenix		2		
Whidbornia trochoides		5		
Villmaria ventricosa		7		
Pleurotaunica fina		4		
Baylea verneuili		1		
Kirchneriella striata		5		
Devonorhineoderma tricincta		1		
Devonorhineoderma bandeli		3		
Champernownia wagneri		4		
Australonema acuta		2		
Champernownia champernowni		3		
Murchisonia vicariana		23		
Murchisonia lohrheimi		3		
Straparollus turritus		3		
Dentanitella obtusa		3		
Devonoconica undullaria		20		
Devonoconica colorata		7		
Rhenomphalus germanus		4		

Tabelle 1: (Fortsetzung)

	Villmar	Hahnstätten Rückriff	Hahnstätten Lagune	Hohlenfels
Plagiothyra multispiralis		1		
Littorinides sextalineatus		3		
Nodinella dualia				1
Lahnia froeberi			2	1
Paffrathopsis subcostata			10	6
Buechelia goldfussi		2	8	13
Nodinella sterrmannia		2		>100
Murchisonia bilineata archiaci			20	4
Murchisonia bilineata coronata			30	50
Murchisonia bilineata turbinata			10	50
Murchisonia spinosa turboides			50	20
Murchisonia spinosa spinosa			>100	50
Murchisonia bicoronata			>100	5
Murchisonia spinacavus			50	15
Murchisonia hibernia			5	2
Devonocerithioides whidborni			20	4
Murchisonia bilineata paffrathia			7	
Murchisonia bilineata intermedia			50	
Murchisonia angustetaeniata			10	
Euryzone delphinuloides	3 ?		17	40
Macrochilina schlotheimi	1		6	1
Bellerophon (Bellerophon) lineatus	2	10	15	4
Astralites sublimbatus	5	10		1
Winterbergiella semicostata	2			1
Straparollus laevis		10		1
Straparollus planus	1	1		1
Serpulospira serpula B		9		1
Hessonia piligera	17	18		2
Lotzia schaeferkalki		1		1

Aus der Tabelle wird deutlich, dass es zwar zahlreiche Arten gibt, die sowohl das Vorriff (Villmar) als auch das Rückriff (Hahnstätten) besiedeln, viele Arten bisher aber auch nur in einem Bereich nachgewiesen werden konnten. Dies könnte zum einen zwar auch an der noch nicht ausreichenden Anzahl an Fundstücken für die jeweilige Lokalität liegen, zum anderen aber auch auf typische Anpassungen zurückzuführen sein. Um diese Frage zu klären, wären weitere Untersuchungen erforderlich, unter Umständen auch anhand einer Korrelation mit Vertretern anderer Tierklassen.

Zwischen Bewohnern in der Nähe des eigentlichen Riffs (sowohl Vorriff als auch Rückriff) und denjenigen der Lagune sind dagegen nur sehr wenige Überschneidungen in der Fazieszusammensetzung der Schnecken zu beobachten. Dies liegt wahrscheinlich an einem sehr differenzierten Nahrungsbedarf der meisten Arten, der sie an bestimmte Lebensräume bindet. Nur wenige Arten scheinen relativ unspezialisiert zu sein oder lassen sich in ihrem äußeren Erscheinungsbild noch nicht hinreichend unterscheiden. Schnecken sind daher als Faziesanzeiger für unterschiedliche Riffbereiche sehr gut einsetzbar und bei palökologischen Betrachtungen äußerst hilfreich.

Diese neuen Erkenntnisse führen uns deutlich vor Augen, wie wichtig es ist, scheinbar abgeschlossene geo-paläontologische Untersuchungen in der näheren Umgebung kritisch zu hinterfragen und erneut wissenschaftlich aufzugreifen, da gerade paläontologische Funde immer nur einen bestimmten Teilaspekt bei einer bestimmten Aufschlusslage darstellen. Viele Fragen sind darum weiterhin offen. Eine gründliche, weit gefächerte geologische Bestandsaufnahme der Lahnmulde ist als überfällig zu betrachten.

5 Danksagungen

Für die Betreuung meiner Doktorarbeit, der Teile dieses Artikels entnommen sind, möchte ich Herrn Prof. Dr. K. BANDEL (Universität Hamburg) herzlich danken. Ein besonderer Dank geht an das Hessische Landesamt für Umwelt und Geologie in Wiesbaden, besonders an Herrn H.-J. ANDERLE für sein kritisches Lektorat.
Folgenden Institutionen und Personen bin ich für die Unterstützung bei der Suche nach Originalmaterial verpflichtet: Herrn ZENKER; Museum Wiesbaden; Herrn Dr. PRIEUR, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon; Herrn Dr. SANDER, Universität Bonn.
Von besonderer Bedeutung war auch die Erlaubnis zum Betreten und Sammeln der sich in Betrieb befindenden Steinbrüche. Ein herzlicher Dank richtet sich deshalb an die Firma Schaefer-Kalk (Diez) und besonders an den Werksleiter, Herrn WAGNER, sowie an die Dyckerhoff Zement GmbH (Wiesbaden).
Herr BALDUS (Foto-Studio Baldus, Oberursel) machte die Fotos.

Ein ganz besonderer Dank gilt Herrn G. STERRMANN (Oberursel) sowie meinem Ehemann, Herrn K. HEIDELBERGER, ohne die meine Arbeit nicht möglich geworden wäre. Sie begleiteten mich bei allen Exkursionen, übernahmen die Präparation, stellten mir Sammlungsstücke zur Verfügung und gaben mir wertvolle Unterstützung bei der Bewältigung offenstehender Fragen. K. HEIDELBERGER fertigte außerdem die Zeichnungen an und war stets ein konstruktiver Kritiker.

6 Literaturverzeichnis

ARCHIAC, E. J. A. D' & VERNEUIL, EDOUARD P. DE (1842): Memoir on the fossils of the older deposits in the Rhenish Provinces -preceded by a general survey of the fauna of the palaeozoic rocks, and followed by a tabular list of the organic remains of the Devonian System in Europe. – Transactions of the Geological Society 2nd ser., **6**: 303–410, Taf. 28–36; London, Paris.

BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – Fazies, **7**: 1–198, Taf. 1–22, 109 Abb., 6 Tab.; Erlangen.

BANDEL, K. (1991): Über triassische „Loxonematoidea" und ihre Beziehungen zu rezenten und paläozoischen Schnecken. – Paläontologische Zeitung, **65**: 239–268; Stuttgart.

BANDEL, K. (1993a): Caenogastropoda during Mesozoic times. – Scripta Geol., Spec. Issue, **2**: 7–56, 15 Taf.; Leiden.

BANDEL, K. (1993b): Trochomorpha (Archaeogastropoda) aus den St.-Cassian-Schichten (Dolomiten, Mittlere Trias). – Ann. naturhist. Mus. Wien, Serie A, Band 1991, **95**: 1–99, 16 Taf.; Wien.

BANDEL, K. (1997): Higher classification and pattern of evolution of the Gastropoda. – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **201**: 57–81, 1 Fig., 3 Taf.; Frankfurt am Main.

BANDEL, K. & FRYDA, J. (1998): The systematic position of the Euomphalidae (Gastropoda). – Senckenbergiana lethaea, **78**: 103–131, 1 Fig., 5 Taf.; Frankfurt am Main.

BANDEL, K. & GELDMACHER, W. (1996): The structure of the shell of *Patella crenata* connected with suggestions to the classification and evolution of the Archaeogastropoda. – Freiberger Forsch-H., C **464**: 1–71, 15 Taf., 9 Abb.; Freiberg.

Bandel, K.: mündliche Äußerung. 1998; Hamburg.

BANDEL, K. & HEIDELBERGER, D. (im Druck): The new family Nerrhenidae (Neritimorpha, Gastropoda) from the Givetian of Germany. – N. Jb. Geol. Pal.; Stuttgart.

BECKER, A. & KIRNBAUER, T. (1998): Zur Gewinnung und Verwendung des Lahnmarmors .– In: KIRNBAUER, T. (Hrsg.): Geologie und hydrothermale Mineralisationen im rechtsrheinischen Schiefergebirge. – Jb. nass. Ver. Naturkde., So-Bd. **1**: 237–244, 3 Abb., 1 Tab.; Wiesbaden.

BEYER, E. (1896): Beitrag zur Kenntnis der Fauna des Kalkes von Haina bei Waldgirmes (Wetzlar). – Verh. Naturh. Ver. Rh., W., **52**: 56–102, Taf.1–3; Bonn.

BLODGETT, R. B., ROHR, D.M. & BOUCOT, A. J. (1988): Lower Devonian gastropod biogeography of the western hemisphere. – In: MCMILLAN, N.J., EMBRY, A. F. & GLASS, D. J.: Devonian of the world. Volume III: Paleontology, Paleoecology and Biostratigraphy. – Canadian Soc. Petrol. geol., **14**: 281–293, 8 Abb., 2 Tab.; Calgary.

BLODGETT, R. B., ROHR, D. M. & BOUCOT, A. J. (1990): Early and Middle Devonian gastropod biogeography. – In: MCKERROW, W. S. & SCOTESE, C. R.: Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. – Geol. Soc. Memoir, **12**: 277–284, 4 Abb.; London.

BRAUN, R. & KÖNIGSHOF, P. (1997): Trockenen Fußes durch ein Riff. Stromatoporen Riffe in der Lahn-Mulde. – In: STEININGER, F. F. & MARONDE, D.: Städte unter Wasser – 2 Milliarden Jahre; Begleitheft zur gleichnamigen Ausstellung im Naturmus. Senckenberg. – Kleine Senckenberg-R., **24**: 77–84, 9 Abb.; Frankfurt am Main.

BUGGISCH, W. & FLÜGEL, E. (1992): Mittel- bis oberdevonische Karbonate auf Blatt Weilburg (Rheinisches Schiefergebirge) und in Randgebieten: Initialstadien der Riffentwicklung auf Vulkanschwellen. – Geol. Jb. Hessen, **120**: 77–97, 6 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Wiesbaden.

BUGGISCH, W.: mündliche Äußerung. 1997; Erlangen.

BURCHETTE, T. P. (1981): European devonian reefs: a review of current concepts and models. – Soc. Econ. Paeleont. Mineral., Spec. Publ., **30**: 85–142, 23 Abb.; Tulsa.

COX, L. R. (1960): Gastropoda – Geneneral characteristics of Gastropoda. – In: Moore, R. C. (ed): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part I, Mollusca 1: I84–I169, fig. 51–88; Lawrence/Kan. (Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press).

FLICK, H., LIPPERT; H.-J., NESBOR, H.-D. & REQUADT, H. (1998): Lahn- und Dillmulde. – In: KIRNBAUER, T. (Hrsg.): Geologie und hydrothermale Mineralisationen im rechtsrheinischen Schiefergebirge. – Jb. nass. Ver. Naturkde., So-Bd. **1**: 33–62, 11 Abb., 2 Tab.; Wiesbaden.

FLICK, H. & NESBOR, H. D. (1990): Paläozoischer Vulkanismus. –In: Erl. Geol. Kt. Rheinl. Pfalz 1 : 25 000, Bl. 5613, Schaumburg (2. Aufl.): 34–43, 61–65, 72–84; Mainz.

FRYDA, J. (1999a): Higher classification of Paleozoic gastropods inferred from their early shell ontogeny. – J. Czech Geol. Soc., **44**: 137–154, 7 Abb.; Prag.

FRYDA, J. (1999b): Some new Givetian (late Middle Devonian) gastropods from the Paffrath aera (Bergisches Land, Germany). – Memoirs Queensland Mus., **44**; Brisbane.

GOLDFUSS, A. (1841–44): Petrefacta Germaniae et ea, quae in museo universitatis regiae borussicae Fridericiae Wilhelminae Rhenanae servatur et alia quaecunque in museis Hoeninghausiano, Muensteriano aliisque exstant, iconibus et descriptionibus illustrata. Abbildungen and Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder, unter Mitwirkung des Herrn Grafen Georg zu Münster. Dritter Theil: 1–128, Taf. 166–199; Düsseldorf.

HASZPRUNAR, G. (1988): On the origin and evolution of major gastropod groups, with special reference to the Streptoneura. – J. Molluscan Studies, **54**: 367–441; London.

HASZPRUNAR, G. (1993): The Archaeogastropoda. – A clade, a grade or what else? – Amer. Malacological Bull., **10**: 165–177; Houston.

HEIDELBERGER, D. (2000, im Druck): Mitteldevonische (Givetische) Gastropoden (Mollusca) aus der Lahnmulde (südliches Rheinisches Schiefergebirge). – Geol. Abh. Hessen; Wiesbaden.

HEIDELBERGER, D. & BANDEL, K. (1999): Micromorph gastropoda from the Middle Devonian (Givetian) limestone of the Sötenich Syncline (Eifel). – Mitt. Geol.-Pal. Inst. Univ. Hamburg., **83**: 129–162, 7 Taf.; Hamburg.

HOLZAPFEL, E. (1895): Das Obere Mitteldevon (Schichten mit Stringocephalus Burtini and Maeneceras terebratum) im Rheinischen Gebirge. – Abh. Königlich Preuss. geol. L.-Anst. N. F., **16**, 460 S.; 19 Taf., Berlin.

JUX, U. (1960): Die devonischen Riffe im Rheinischen Schiefergebirge. – N. Jb. Geol., Paläont., Abh., **110**: Teil I: 186–257, Teil II: 259–392; Stuttgart.

JUX, U. (1980): Ein trepaniertes Athyriden-Gehäuse aus dem Mitteldevon der Eifel (Brachiopoda). – Decheniana, **133**: 216–233; Bonn.

KEGEL, W. (1953): Das Paläozoikum der Lindener Mark bei Giessen. – Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., **7**: 1–55, 3 Fig., 3 Taf.; Wiesbaden.

KREBS, W. (1971): Die devonischen Riffe in Mitteleuropa. – Mitt. Techn. Univ. Braunschweig, Jg. **6**: 22–33, 12 Abb., 4 Tab.; Braunschweig.

LECOMPTE, M. (1970): Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen. – Geologica et Palaeontologica, **4**: 25–71, 20 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Marburg.

LOTZ, H. (1900): Die Fauna des Massenkalks der Lindener Mark bei Giessen. – Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften, **13**: 197–236, 4 Taf.; Marburg.

MAURER, F. (1885): Die Fauna der Kalke von Waldgirmes bei Gießen. – Abh. Großherzoglich Hessischen Geol. L.-Anst. Darmstadt, **1**: 340 S., 11 Taf.; Darmstadt.

OETKEN, S. (1996): Faziesausbildung und Conodonten-Biofazies mittel-/oberdevonischer Riffgesteine in der mittleren Lahnmulde (Rheinisches Schiefergebirge). – Wissenschaft in Dissertationen, **207**: 130 S., 11 Taf., 32 Abb., 13 Tab.; Marburg (Görich & Weiershäuser).

PONDER, W.F. & LINDBERG, D. (1997): Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. – Zool. J. Linnean Society, **119**: 83–265; London.

RICHTER, G. (1962): Die Schnecken„zunge“ als Werkzeug. – Natur u. Mus., **92**: 391–406, 24 Abb.; Frankfurt am Main.

RIEMANN, C. (1885): Die Kalke des Taubensteins bei Wetzlar und ihre Fauna. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., Beilagenband, **3**: 142–170, Taf. 1; Stuttgart.

SANDBERGER, F. (1883): Über einige neue Funde im Mittel- und Oberdevon der Lahngegend. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., **2**: 176–178; Stuttgart.

SANDBERGER, F. (1885): Der Murchisonien-Horizont des Stringocephalen-Kalks. – N. Jb. Mineral., Geol., Paläont., **2**: 179–180; Stuttgart.

SANDBERGER, G. (1842): Vorläufige Übersicht über die eigenthümlichen bei Villmar an der Lahn auftretenden jüngeren Kalk-Schichten der älteren (sog. Uebergangs-) Formation, besonders nach ihren organischen Einschlüssen, und Beschreibung ihrer wesentlichsten neuen Arten. – N. Jb. Mineral., Geognosie, Paläont.: 379–402, Taf. 8 B; Heidelberg.

SANDBERGER, F. & SANDBERGER, G. (1850–1856): Die Versteinerungen des Rheinischen Schichtensystems in Nassau. – Lfg. 1–9, XV + 564 S., 1 Karte. Atlas: 41 Taf.; Wiesbaden (Kreidel u. Niedner).

SCOTESE, C. R. (1986): Phanerozoic reconstructions: A new look at the Assembly of Asia. – University Texas Inst. Geophysics Techn. Rep., **66**.

STRUVE, W. (1982): Schaltier-Faunen aus dem Devon des Schwarzbach-Tales bei Ratingen, Rheinland. Beiträge zur Kenntnis devonischer Brachiopoden, 23. – Senckenbergiana lethaea, **63**: 183–283; Frankfurt am Main.

STRUVE, W. (1989): Zur Lebensweise von Schalentieren auf mittel-devonischen Karbonat-Plattformen. – Natur u. Mus., **119**: 128–139, 27 Abb.; Frankfurt am Main.

THEWS, J. D. (1996): Erläuterungen zur Geologischen Übersichtskarte von Hessen 1 : 300 000 (GÜK 300 Hessen), Teil I: Kristallin, Ordoviz, Silur, Devon, Karbon. – Geol. Abh. Hessen, **96**: 237 S., 39 Fig., 17 Tab., 7 Taf.; Wiesbaden.

TROSCHEL, F.H. (1856): Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Classification, **1**: 252 S.; Berlin.

WENZ, W. (1938–1960): Gastropoda, Teil 1: Allgemeiner Teil und Prosobranchia.

– In: Schindewolf, O. H. (Hrsg.): Handbuch der Paläozoologie, Bd. **6**: 1639 S., Berlin (Gebr. Bornträger).

Whidborne, G. F. (1891): A monograph of the Devonian fauna of the south of England. Part III: The fauna of the limestones of Lummaton, Wolborough, Chircombe Bridge, and Chudleigh. – The Palaeontological Society Monographs: 155–250, Taf. 16–24; London.

Doris Heidelberger
Kapellenstraße 8–10
61440 Oberursel
E-Mail: KHeidelberger@t-online.de

Manuskripteingang: 22.08.2000

Tafel 1: Einige typische mitteldevonische Schnecken aus Villmar

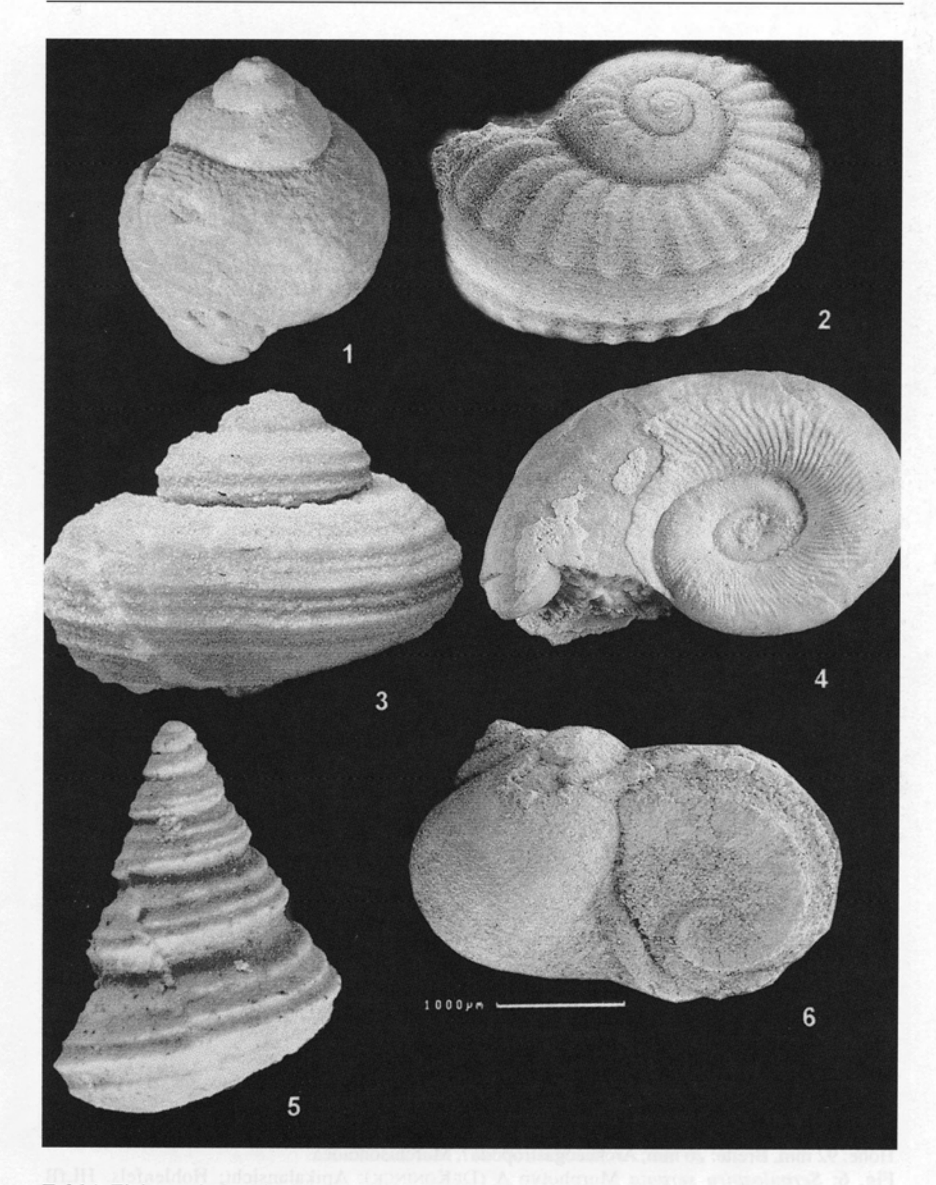
Fig. 1: *Catantostoma clathratum* SANDBERGER; Holotyp Sammlung SANDBERGER (Wiesbaden); Seitenansicht; Villmar. Höhe: 11mm, Breite: 9 mm; Archaeogastropoda, Selenimorpha
Fig. 2: *Winterbergiella praebinodosa* nov. nom.; Apikalansicht schräg, Villmar, Bodensteiner Lay, SMF XII/3462. Höhe: 5 mm, Breite: 9,5 mm; Archaeogastropoda, Selenimorpha
Fig. 3: *Lineata zenkeri* HEIDELBERGER (benannt nach dem Ehrenmitglied des Nassauischen Vereins für Naturkunde, ERHARD ZENKER); Holotyp; Seitenansicht; Villmar, Bodensteiner Lay, HLfB 5615/60/2. Höhe: 5,5 mm, Breite: 7 mm; Archaeogastropoda, Trochomorpha
Fig. 4: *Omphalocirrus spinosus* (SANDBERGER); Umbilikalansicht; Villmar, Bodensteiner Lay, HLfB 5615/60/4a. Höhe: 11 mm, Breite: 32 mm; Archaeogastropoda, Trochomorpha
Fig. 5: *Murchisonia defrancei* (ARCHIAC & VERNEUIL); Seitenansicht; Villmar, Bodensteiner Lay, HLfB 5615/60/11. Höhe: 9 mm, Breite: 7 mm; Archaeogastropoda?, Murchisonoidea
Fig. 6: *Hessonia piligera* (SANDBERGER); Aperturalansicht; Villmar, Bodensteiner Lay, SMF XII/3435. Höhe: 3,3 mm, Breite: 3,8 mm; Neritimorpha, Nerrhenoidea BANDEL & HEIDELBERGER (im Druck)

Tafel 2: Auswahl besonders gut erhaltener Schnecken von Hahnstätten (Rückriff und Lagune)

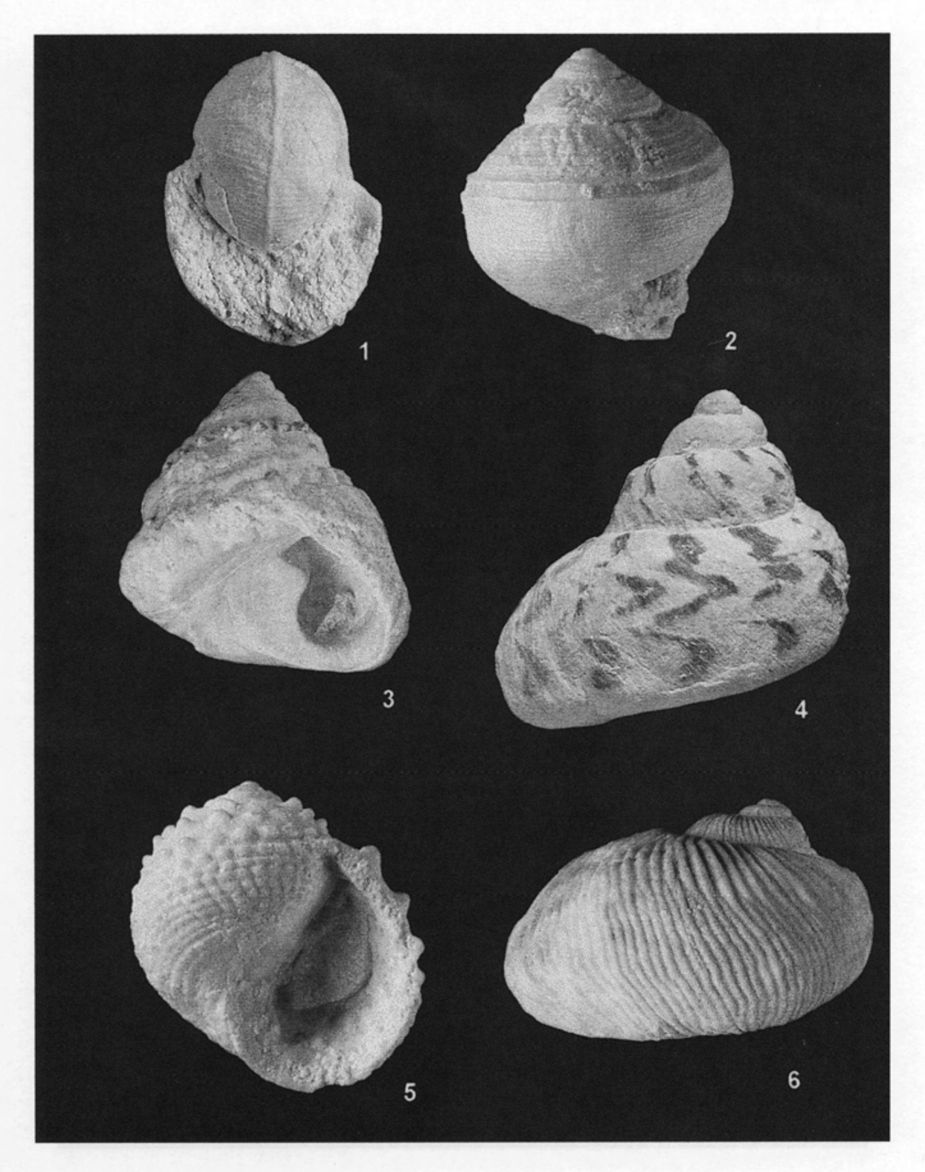
Fig. 1: *Bellerophon (Bellerophon) lineatus* DECHEN; Ventralansicht; Hahnstätten, Rückriff und Lagune; HLfB 5614/37/1. Höhe: 27 mm, Breite: 19 mm; Amphigastropoda, Bellerophontoidea
Fig. 2: *Pleurotaunica fina* HEIDELBERGER; Holotyp; Seitenansicht; Hahnstätten, Rückriff; HLfB 5614/37/10. Höhe: 15 mm, Breite: 15 mm; Archaeogastropoda, Selenimorpha
Fig. 3: *Devonoconica undullaria* HEIDELBERGER; Holotyp; Aperturalansicht; Hahnstätten, Rückriff; HLfB 5614/37/32. Höhe: 31 mm, Breite: 28 mm; Archaeogastropoda?, Pseudophoridae
Fig. 4: *Devonoconica colorata* HEIDELBERGER; Holotyp; Aperturalansicht; Hahnstätten, Rückriff; HLfB 5614/37/33. Höhe: 32 mm, Breite: 34 mm; Archaeogastropoda?, Pseudophoridae
Fig. 5: *Spiranodus quadrilineatus* HEIDELBERGER; Holotyp; Aperturalansicht basal von schräg unten; Hahnstätten, Rückriff; HLfB 5614/37/47. Höhe: 15 mm, Breite: 15 mm; Neritimorpha
Fig. 6: *Paffrathopsis subcostata* (ARCHIAC & VERNEUIL); Seitenansicht; Hahnstätten, Lagune; HLfB 5614/38/38. Höhe: 24 mm, Breite: 34 mm; Neritimorpha

Tafel 3: Mitteldevonische Schnecken aus Hohlenfels (laguäre Fazies)

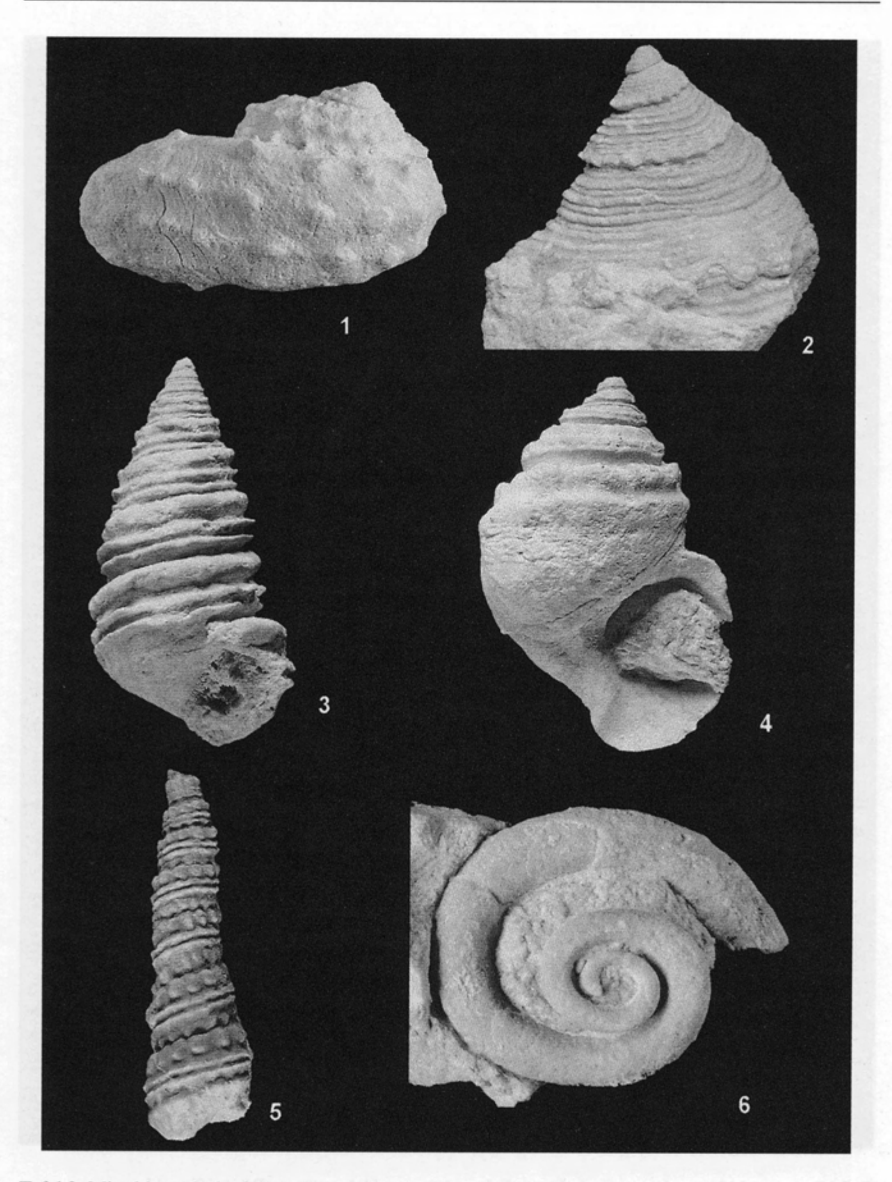
Fig. 1: *Nodinella sterrmannia* HEIDELBERGER (benannt nach dem Mitglied des Nassauischen Vereins für Naturkunde GÜNTER STERRMANN); Holotyp; Seitenansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/1. Höhe: 34 mm, Breite: 47 mm; Archaeogastropoda, Trochomorpha
Fig. 2: *Astralites sublimbatus* (D'ORBIGNY); Seitenansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/8. Höhe: 18 mm, Breite: 21 mm; Archaeogastropoda?, Pseudophoridae
Fig. 3: *Murchisonia bilineata intermedia-coronata* (ANDRÉE); Aperturalansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/3. Höhe: 47 mm, Breite: 24 mm; Archaeogastropoda?, Murchisonoidea
Fig. 4: *Murchisonia spinosa spinosa* (PHILLIPS), Aperturalansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/5. Höhe: 47 mm, Breite: 36 mm; Archaeogastropoda?, Murchisonoidea
Fig. 5: *Murchisonia hibernia* HEIDELBERGER; Holotyp; Seitenansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/6. Höhe: 92 mm, Breite: 26 mm; Archaeogastropoda?, Murchisonoidea
Fig. 6: *Serpulospira serpula* Morphotyp A (DEKONINCK); Apikalansicht; Hohlenfels, HLfB 5714/72/9. Höhe: 9 mm, Durchmesser: 26 mm; Euomphalomorpha



Tafel 1: Einige typische mitteldevonische Schnecken aus Villmar



Tafel 2: Auswahl besonders gut erhaltener Schnecken von Hahnstätten (Rückriff und Lagune)



Tafel 3: Mitteldevonische Schnecken aus Hohlenfels (lagunäre Fazies)